

# **A fitoplankton diverzitásának változásai a szukcesszió során: egybevetés teresztris növényközösségekkel**

Padisák Judit

*MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, 8237 Tihany*

## **Bevezetés**

Az algafajok tudományos leírása a 19. században kezdődött, s a nehézségeket - melyek a kriptogám flórákutatás minden területén jelentkeznek - jól jellemzi, hogy szélsőséges esetben még ma is évtizedekig tart egy-egy víz domináns fajának meghatározása (Branco & Senna, 1991). A fordított mikroszkópot - mely a legmegbízhatóbb eszköz a fitoplankton fajok mennyiségének egyedi meghatározására - a 20. század első felében fejlesztette ki Utermöhl (1958). Fitoplankton idősor leírásokat csak századunk negyvenes-ötvenes éveiben kezdtek közölni, s olyan idősorok, melyben a fitoplankton adatokat a vízkémiai változókkal és a zooplankton adatokkal együtt kezelték, csak a hatvanas években jelentek meg (pl. Nauwerck, 1963). Ezek után nem csoda, hogy az első koherens planktonszukcessziós modell (az ún. PEG-modell) csak 1986-ra körvonalazódott, számos esettanulmányt felhasználva és számos kortárs planktonológus együttes munkájának eredményeképp (Sommer et al., 1986). A PEG-modell a mérsékelt övi mély tavak planktonszukcesszióját többnyire jól közelíti, minden egyéb víztípusra (sekély tavak, trópusi mély tavak, kisvizek, áramló vizek stb.) csak részlegesen, de többnyire egyáltalán nem alkalmazható.

Magyarország területén természetes, rétegzett, mély tavak nincsenek. Némely mélyebb, mesterséges víztér rétegződhet, ennek mintázata azonban különböző okoknál fogva eltér a természetestől. Vizeink abba a kategóriába esnek, melyek planktonja változásainak értelmezésére általános modell nincs.

Sekély tavaknak nevezzük azokat a tavakat, melyekben hőmérsékleti, ill. ezzel kapcsolatos másodlagos vízkémiai rétegzettség az év egyetlen szakában sem alakul ki, pontosabban, ha mégis, az nem haladja meg azt a szintet, amely a mély tavak epilimnionjában időnként tapasztalható ún. másodlagos rétegzettség mértékét jellemzi.

A sekélység közvetlen következménye a polimixis: e tavak nagyságuktól, mélységüktől, a szélerősségtől, valamint számos járulékos tényezőtől (domborzati viszonyok, hőmérséklet, sótartalom, stb.) függően évente több, mint legalább két alkalommal felkeverednek. A felkeveredés mértéke és gyakorisága a szélerősség, a "kitettség", a szabad vízfelület nagysága és a vízmélység ismeretében hidrodinamikai függvényekkel leírható. 2 és 8 m s-l közti szél-

sebesség képes a nagyobb sekély tavak 1-3 méter mély vizének üledékig való felkeverésére, 5,5 méteres vizek üledékének felkeveréséhez már 15 m s-l szélsősebesség szükséges.

Nem ismerjük elméleti akadályát annak, hogy egy polimiktikus tó akár ultra-oligotrófikus is legyen, mindemellett tény, hogy a polimiktikus tavak gyakran egyúttal hipertrófikusak is. A hipertrófia a polimixistól függetlenül is oka lehet a vízminőség változásainak, az alga-populációk hirtelen növekedésének és pusztulásának, annak minden következményével együtt. Az eutróf tavak hasonló változóinak kilengése lényegesen csillapítottabb.

Vannak olyan vizek, melyekben a makro- és mikrofitonok dominanciája évenként változik az időjárás, ill. a vízállás függvényében, mely napjaink irodalmában egyre gyakrabban jelenik meg, általában a "váltakozó ekvilibrium állapotok" (alternative equilibria) elmélete (Jeppesen et al. 1990; Moss, 1990) köré csoportosulva.

Akár a polimixia, akár a hipertrofítás, akár az ún. alternatív ekvilibrium állapotok fennállása önmagában is elég ok arra, hogy fitoplankton társulások nagyfokú, és sok esetben magyarázhatatlan változékonyságát előre vetítse. A gyakorlatban igen ritkák a "tisztá esetek", többnyire a fenti jelenségek különféle képp súlyozott módozataival találkozunk, leggyakrabban a polimixiából és a hipertrofításból eredő kombinált változattal. Látni kell azonban, hogy a szélsőséges polimixia és a szélsőséges hipertrofía más-más evolúciós adaptáltságot kíván.

A hatvanas években az északi félteke számos tavában felismert "kellemetlen" jelenségek (eutrofizálódás) kapcsán hamar kiderült, hogy ezek a fitoplankton biomassza- és produkció meghatározásával igen pontosan nyomonkövethetők. Vollenweider munkássága nyomán (Vollenweider, 1968; Vollenweider & Kerekes, 1982) az is tudottá vált, hogy az eutrofizálódás oka a tavakat érő tápanyag - az esetek elsöprő többségében foszfor - mennyiségének növekedése. A hetvenes évek modellezési korszaka (pl. Somlyódy et al., 1983) a fitoplanktont egyetlen "black box"-ként kezelte, és lényegesen több energiát fektetett a feltételezett háttér-függvények mind pontosabb parametrlására, mint annak akárcsak emocionális perceptuálására, hogy "a" fitoplankton, mint olyan, nem létezik, az ily módon címkézett black-box sok száz, évmillió története során különbözőképp evolválódott faj sokasága, mely fajok ráadásul társulásdinamikai szempontból valamiképp rendezettek. E megállapítás fontosságán és valóságtartalmán nem változtat az a tény, hogy e rendezettségről vajmi keveset tudunk. Az 1970-es évek "big modell"-jeiből desztillálódott többnyire lényegesen kisebb modellek nem lépnek fel voluntarista igényekkel (Jørgensen, 1994). Jobban társulásbarát szemléletük mellett sem képesek azonban egyelőre a fitoplanktont akárcsak csoportok szerint kezelni: mindössze hét funkcionálisan különböző csoportra bontás is megbénítja a parametrlást (Jørgensen & Padisák, 1996).

A produkciós-funkcionalista szemléleten messze túllépett Tilman (1982; Tilman et al., 1982) a készletfelosztási modellek kidolgozása és kísérleti rendszerekben való tesztelése során. Ezek alapján a tápanyagarányok elmozdulása mentén már bizonyos populáció-dinamikai váltásokat is lehetett értelmezni.

A polimiktikus és/vagy hipertrófikus fitoplankton szezonális szukcessziója a mély tavi fitoplanktonénál sokkal több, különféle eredetű (áradás, vihar, szél keltette felkeveredés, stb.) zavarásnak van kitéve. Emiatt az egyébként autogén szukcesszió menete megtörik. Erős törések eredménye egy új, szokatlan szekvencia lefutása lehet (shift), gyengébb hatásra a

társulás egy korábbi fázisba tér vissza (reverzió) és onnan folytatódik a folyamat a megszokott mederben (Reynolds, 1984). Az a kérdés, hogy a fitoplankton egy-egy zavarásra miért éppen úgy reagál ahogy, hogy vajon a változások megfelelnek-e jól ismert mintázatoknak, és legfőképp, hogy az ekvilíbrio állapot hogyan prognosztizálható, korántsem csupán elméleti szempontból érdekes. Ahhoz, hogy egy-egy, bármilyen szempontból kellemetlen, az év bizonyos szakában menetrendszerűen megjelenő alga elszaporodását meg lehessen gátolni - akár a normál szukcessziós mintázatba való beavatkozás árán -, az adott szervezet autökológiai paraméterein túl ismerni kell az alapvető társulás-dinamikai folyamatokat is.

A polimiktikus és a hipertróf tavak fitoplanktonja gyakori külső vagy belső zavarásoknak van kitéve, melyek a szukcesszió autogenitását időről időre megtörik. Az ilyen fitoplankton társulások dinamikájának értelmezésében a diszturbancia-elméletnek kiemelt jelentősége van.

### Elméleti háttér

A kompetitív kizárási elv (ha több faj versenyez ugyanazért a forrásért, a legjobban adaptált ki fogja szorítani a többi) azt jósolja, hogy a szukcessziós folyamat alacsony diverzitású ekvilíbrio (klimax) állapot felé tart (Hardin, 1960). A mérsékelt övi fitoplankton ritkán limitálja egyidejűen több mint 1-3 alapvető forrás (nitrogén, foszfor, szilícium magában, vagy kombináltan, fény). Emiatt a kompetitív kizárási elv értelmében a szukcesszió az 1-3 faj dominanciájával jellemzett ekvilíbrio állapot felé tart. Tapasztalati tény, hogy a fitoplankton társulások igen fajgazdagok. Ha erős stressztényező nincs, 30-50 közti éves mintaszám esetén mennyiségi vizsgálatokban tótípustól, égvőtől, trofitástól függetlenül 80-140 faj kerül elő az év során, vagyis sokkal több, mint ahány a kompetitív kizárási elv alapján várható. Az elmélet és a tapasztalat ütközik. Az ellentmondás legkorábbi és mindmáig legelegánsabb megfogalmazása Hutchinson (1961) egyáltalán nem csak a planktonra érvényes "plankton paradoxon"-ja.

Hutchinson (1961) már eredeti cikkében felvetette azt a lehetőséget, hogy a paradoxon megoldása feltehetően abban van, hogy a "peremfeltételek" elég gyorsan változnak ahhoz, hogy a kompetitív hierarchiák folytonosan módosuljanak, ezért kizárás nem következik be. Ezt fogalmazta újra Richerson et al. (1970) a "contemporaneous disequilibrium" néven. A paradoxon megoldására tett későbbi kísérletek elméleti (Grenney, 1973; Armstrong & McGehee, 1976; Levins, 1979; Ebenhö, 1988; Grover, 1990) és kísérletes (Turpin & Harrison, 1980; Robinson & Sandgren, 1983; Sommer, 1984, 1985; Gaedeker & Sommer, 1986; Grover, 1988, 1989, 1991) megközelítéssel egyaránt éltek.

A trópusi esőerdők és korallzátonyok fajgazdagsága mindent felülmúl. Ha kompetitív kizárás zajlik is, az bizonyosan nem hatékony. Connell (1978) feltételezte, hogy miután ezek a társulások a legkülönbözőbb zavarásoknak (talajrétegek megcsúszása, tűz, erős viharok, stb.) vannak kitéve, aligha juthat a szukcesszió a kevés fajjal jellemzett ekvilíbrio állapotba. Ez a feltételezés szolgáltatja a Connell-féle *Köztes Diszturbancia Elmélet* (eredetiben: *Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH*) alapját.

Connell (1978) hipotézise a következőket állítja:

1. Zavarás hiányában a kompetitív kizárás a diverzitást minimálisra csökkenti.
2. Nagyon intenzív zavarás esetén csak igen kevés (pionír) faj képes a növekedésre az egyedi diszturbancia-eseményeket követően, ami szintúgy alacsony diverzitást eredményez.
3. Ha a zavarások gyakorisága és erőssége közepes, a pionír fajok - melyek egyébként kiszorulnának - minden egyedi diszturbancia-esemény után újbóli növekedésnek indulhatnak, ugyanakkor a sikeres, késői fázisokra jellemző fajok felszaporodására a zavarások között van idő, de arra nincs, hogy egyeduralkodóvá váljanak. Emiatt a diverzitásmaximum köztes frekvenciájú és intenzitású zavarási háttérmentázat mellett áll be.

A jelen dolgozatban tárgyalt kutatások központi témája a Köztes Diszturbancia Elmélet sekélytavi fitoplankton társulásokra való alkalmazhatóságának vizsgálata volt. Az eredmények és azok értékelése több, az elmélet adaptálásától csak látszólag független, az általános ökológiai szempontból fontos aspektust vetett fel. Ezek közül itt csak a teresztris növény-társulások időbeli dinamikája szempontjából fontosakat emelem ki.

### A kutatási eredmények összefoglalása

Hosszan tartó csendes időszakok alatt a sekély tavak másodlagosan rétegződnek. A vertikális pozíciójukat aktívan változtatni képes fitoplankton fajok (kéalgák, ostorosok) előnybe kerülnek, a többi nagyrészt kiülepszik. Ilyen időjárási körülmények között kezdtünk egy 24 órás vizsgálatot a Balatonon 1977 nyarán, 3 óránként 4 mélységből véve a mintákat. Az ötödik mintavétel után egy erős és előre nem jelzett vihar tört ki. A mintavételi helyen jellemző 3,2 m-es vízoszlop üledékig való felkeveréséhez legfeljebb mintegy 6 - 6,5 m s<sup>-1</sup>-os szélesség szükséges. Ennek mértékét a kitört vihar meghaladta. A mennyiségi fitoplankton adatok clusteranalízise jól mutatta a felkeveredést (lásd Padisák 1985 - 5. ábra). A csendes időszakban a legalsó vízréteg élesen elkülönült, a felsőkben a vertikális mozgásra képes fajok cirkadiális ritmusából fakadó "keresztmozgások" voltak regisztrálhatók. A vihar e szerkezetet megtörte, a másnap hajnali igen laza kapcsolódások már horizontális vízmozgások hatására utalnak.

Jónéhány domináns algafaj biomasszájában a két, reggel 7 órai mintavétel adatait hasonlítva szignifikáns különbséget tapasztaltunk (lásd Padisák et al. 1990 - 5. ábra). A *Nitzschia* fajok mennyisége a víz-üledék határról való felkeveredés miatt nőtt (ez meroplankton dinamikaként értelmezhető, v. ö. Padisák & Dokulil 1994), a fonalas algafajok és köztük a domináns *Aphanizomenon flos-aquae* egyedszáma jelentősen csökkent. A clusteranalízissel kimutatható strukturális elválás csak részben volt következménye a felkeveredésnek, abban a szelektív kompetitív hierarchiák változásának is fontos szerepe volt.

Egy hónapon át tartó nyári mindennapos vizsgálatokban clusteranalízissel elemezve a fitoplankton szerkezeti változásait, a kistermetű (<10 µm) algák rendre a viharokat közvetlenül követően rendeződnek clustermagvakba, mely magok 4-5 nap után "szétesnek". A nagyobb algák (> 10 µm) clusterein vihar után 3-4 nappal kezdődnek az erősebb csoportok s tartanak a következő viharig (lásd Padisák 1985 - 10. ábra).

A viharok közti csendes időszakokban (ha azok nem tartanak "túl" sokáig) a diverzitás előbb nő, majd csökken, emiatt hosszabb távon hullámzó lefutású (lásd Padisák, G.-Tóth & Rajczy 1988 - 6. ábra). A fenti, kontrasztos mintázat akkor jelenik meg, ha a viharok között 10-15 napos csendes periódusok vannak. Ha a viharok túl gyorsan követik egymást, a változások folyamatos jellegűek.

A clustermagok alakulásának hátterében az adott méretcsoporthoz tartozó fajok populációinak szinkron növekedése áll, míg szétesésük e szinkronizáltság megszűnésének eredménye. Viharok után az apró termető fajok indulnak gyors növekedésnek a vihar által az üledékből szabaddá váló tápanyagok - elsősorban a foszfor - felhasználásával. Jó fényhasznosításuk a vihar utáni zavaros vízben is lehetővé teszi fotoszintézisüket. Említeni kell, hogy a Balaton fitoplanktonja a foszforterhelés növekedése miatti nagyfokú eutrofizálódás ellenére is szélsőségesen foszforhiányos maradt a tó vizének állandóan alacsony oldott foszfor tartalma miatt. Emiatt az üledékből a viharok okozta felkeveredés során kikerülő foszfor-lökéseknek jelentős részesedésük lehet az algák foszforfelvételében.

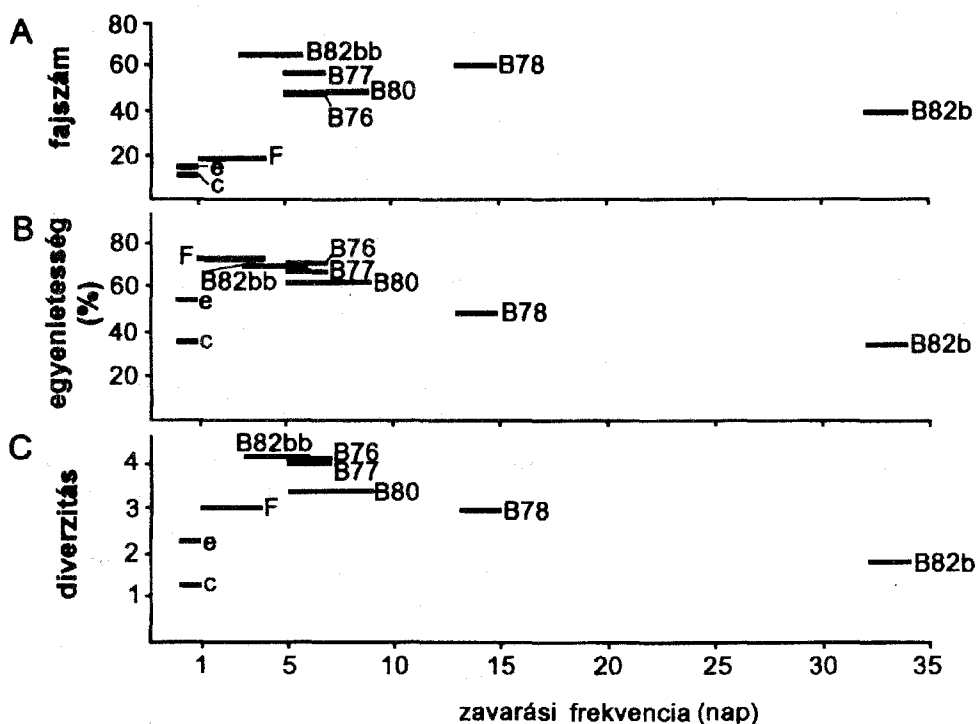
A fajok egyedi fontosságának becslésére dolgoztuk ki az ún. DIVDROP módszert (Rajczy & Padisák, 1983), melynek segítségével kimutattuk, hogy a Balatonban nyáron a heterocitás cianoprokarióta szervezetek - az 1976-78-as periódusban elsősorban az *Aphanizomenon flos-aquae*, 1980 után a *Cylindropermopsis raciborskii* - az a csoport, mely a hosszan tartó csendes időszakok alatt egyre nagyobb dominanciát ért el.

A Balatonban az 1982-ben, 1992-ben és 1994-ben lezajlott *Cylindropermopsis raciborskii* vízvirágzások alatt bonyolult módszerek (DIVDROP) nélkül is demonstrálható volt egy több, mint 90 %-os dominanciát elérő faj hatása a társulás diverzitására (lásd Padisák, 1993 - 14. ábra).

A fentiekből előre vetül, hogy a sekélytavi fitoplankton nyári szukcessziója a Köztes Diszturbancia Elmélet jóslatának megfelelően viselkedik, de az ezt demonstráló összefoglaló ábra elkészítéséhez - a skála szélesítése érdekében - a Fertő és két szennyvízoxidációs tó adatait is fel kellett használni.

A Fertő sekélyebb, mint a Balaton, a vidék szelesebb is, emiatt szinte folytonosan a teljes felkevertség állapotában van, de kétnaponkénti teljes felkeveredést mindenképp lehet kalkulálni. A szennyvízoxidációs tavak Püspökladányban található, háztartási szennyvizet fogadnak, mégpedig a kibocsátás ütemében. A háztartási szennyvíz kibocsátásának reggeli és esti csúcsa van, mely így 12 órás diszturbancia frekvenciának felel meg. Említeni kell, hogy a vizsgálatok ideje alatt a szennyvízátfolyás szünetelt, így a 12 órás diszturbancia-frekvenciának csak annyiból van jelentősége, hogy e tavakban bizonyosan zavarástűrő fajok voltak jelen. Az összehasonlításba csak a fajszám, a diverzitás és az egyenletesség kezdeti értékeit vontam be. A kísérleti medencében egy kezdeti mesterséges tápanyaglökés után viharosan váltották egymást a fitoplankton fajok (lásd Padisák 1993 - 17/5. ábra).

Ha a Balaton, a Fertő és a szennyvízoxidációs medencék diverzitásának aritmetikai átlagát a jellemző zavarási frekvenciák függvényében ábrázoljuk (1. ábra), a Connell (1978) által jósolthoz kísértetiesen hasonlító lefutást kapunk: nagy- vagy alacsony diszturbancia-frekvencia esetén alacsony a diverzitás, közepes frekvenciájú zavarás esetén maximumot mutat. Látható az is, hogy nagyfrekvenciájú zavarás esetén a fajszám alacsony volta (a bemutatott



**1. ábra.** A fajszám (A), az egyenletesség (%; B) és a Shannon diverzitás (C) aritmetikai átlaga különböző jellemző zavarási frekvenciák mellett különböző tavakban ill. években. Rövidítések: B76: Balaton 1976; B77: Balaton 1977; B78: Balaton 1978; B80: Balaton 1980; B82bb: Balaton 1982 a *Cylindrospermopsis* vízvirágzás előtt; B82b: Balaton 1982 a *Cylindrospermopsis* vízvirágzás során; F: Fertő; e: szennyvízoxidációs tavak kísérleti medencéje; c: szennyvízoxidációs tavak kontroll medencéje.

ábrán alacsony fajszám található alacsony diszturbancia esetén is; megmutatható - v. ö. Padisák, 1993 -, hogy ez az alkalmazott számlálási módszer eredménye, amúgy a fajgazdagság nem csökkent), alacsony frekvenciájú zavarás esetén pedig a kis egyenletesség okozza a diverzitás alacsony értékeit. E tapasztalat Connell (1978) magyarázatával úgyszintén egybeesik.

Az eredmények általánosabb diszkussziója szempontjából kiemelendő a szennyvíz-oxidációs medence fitoplanktonjával kapcsolatos azon tapasztalat, hogy a rendszeres zavarás kikapcsolása (a szennyvízátfolyás megszüntetése) nem járt egyetlen nagymértékben adaptált faj dominánssá válásával, a fitoplankton eredendő fajszerkezetisége miatt pionír populációk váltották egymást nagy sebességgel.

A diszturbancia hatás fontosságát a fitoplankton társulások szerkezetének alakításában és időbeli dinamikájuk értelmezésében egyéb esettanulmányok sora is igazolja (Jacobsen &

Simonsen 1993, Olrik & Nauwerck 1993, Sommer 1993, Chorus & Schlag 1993, Trifonova 1993, Holzmann 1993, Descy 1993, Ács & Kiss 1993, Kullberg 1995, Romo & Miracle 1995, Calijuri & Dos Santos 1996, Barbiero et al., 1996, Quelimanos 1997).

### **Általános diszkusszió, a teresztris növénytársulásokra kidolgozott modellekkel való összevethetőség**

A fitoplankton- és szárazföldi növénytársulások közötti alapvető különbségek szembe-ötlőek. A fitoplankton fajok aprók ( $10^{-2}$  -  $10^{-6}$  m), és rövid ideig élnek ( $10^4$  -  $10^7$  sec). A szárazföldiek primer producensei - különösképp az erdők fái - ökoszisztémáik legnagyobb és leghosszabb életű tagjai. A táplálékláncok jellegzetes csoportjai (növények, növényevők, egyéb gerinctelenek, gerincesek) generációidejét és testméretét összevetve Cohen (1994) világosan bemutatja a tengeri- és szárazföldi táplálékláncok egymáshoz képest "fejreállított" jellegét.

A nagyfokú diverzitás mind szárazföldi-, mind vízi társulások esetén magyarázható belső és külső mechanizmusokkal, illetve ezek térbeli és időbeli foltosságával. Teresztris társulásokban hagyományosan a belső vagy autogén folyamatokon a hangsúly, míg a nyíltvíz társulásainál a külső faktorok fontosságát szokás hangsúlyozni. Ennek okát abban látják (Steele, 1991), hogy a tengerben a fizikai és biológiai léptékek (skálák) átfednek, míg szárazföldön szegregálódnak. A különbségek a valós térben látszanak, az azonosságok kimutatásához az absztrakt tér dimenziói mentén kell mozognunk.

Valószínűleg Elton (1927, 59-60. old.) volt az első, aki rámutatott, hogy egységes törvények kell hogy érvényesüljenek vízben és szárazföldön egyaránt. Bár híres piramisait mindenki elfogadja, a bizalmatlanság - főképp teresztris oldalon - igen nagy. Nem véletlen, hogy napjaink (vízi) ökológusai nem győzik hangsúlyozni, hogy a fizika, a kémia és a biológia törvényei földön és vízben azonosak kell legyenek (Cohen, 1994), vagy, hogy az ökológia törvényszerűségei nem fognak megváltozni pusztán attól, hogy a tényanyagot különböző rendszerekből merítik (Reynolds, 1997a). Az elmúlt 15 év kutatásai szerint ha fitoplanktont saját tér- és időbeli jellemzői között vizsgáljuk, akkor a fajok túlélése és növekedése, társulásszerveződése és szukcesszionális fejlődése megfelel minden (pl. kompozíciós, stratégiai, termodinamikai, stb.) kritériumnak, melyeket konvencionálisan a társulásszerveződés szempontjából fontosnak tartunk (Odum, 1969). Nevezetesen:

1. A fitoplankton társulások jelentős változásokon mennek keresztül egy naptári éven belül, melyet a planktonökológusok szezonális szukcesszióknak neveznek.
2. A fitoplankton szezonális szukcessziója több hasonlóságot mutat a teresztris vegetáció szukcessziójával, mint annak aszpektuális változásaival.
3. A folyamatban sok, égvönyönként jellegzetesen mintegy 40 generáció követi egymást.
4. A szezonális szukcesszió egymást követő fázisokból áll, direkcionális és kimenetelen nagy valószínűséggel előre jelezhető. Bizonyos fizikai és kémiai feltételek megléte esetén a korai és középső fázisok autogén tranziens jellege (v. ö. facilitációs modell, Fekete 1985) megmutatható. Például a tavaszi diatomapopuláció fejlődésének gyakran

az vet véget, hogy a víz szilíciumtartalma a küszöbkoncentráció alá süllyed, vagyis maga a populáció módosítja környezetét olymódon, hogy az a további növekedést lehetetlenné teszi, s olyan fázis kell következzen, melyben a nem szilíciumigényes fajok jellemzőek.

5. A hidrológiai körülmények szerencsés alakulása esetén a végső (ekvilibrium- vagy klimax-) fázis önfenntartó jellege megmutatható. A legjobb példát a trópusi tavak szolgáltatják, ahol egy adott asszociáció több éven át is dominálhat. Sommer (1991) leír egy esetet, melyben egy mérsékelt övi mély tó a különleges időjárás miatt igen korán rétegződött: a hőmérsékleti váltóréteg (termoklin) nagyon határozott volt és mélyen helyezkedett el. A minden évben a végső fázisra jellemző domináns *Ceratium* populáció 6 héttel hamarabb alakult ki, mint egyéb években és ugyanúgy az őszi átkeveredésig állt fenn, mint egyéb években. A példa arra enged következtetni, hogy ha ún. klimax állapot kialakul egyáltalán, az meglehetősen perzisztens.

6. Kísérleti rendszerekben kimutatták, hogy a fitoplankton szukcessziója konvergens, vagyis az ekvilibrium állapotot kizárólag a kompetícióban álló fajok tulajdonságai, ill. igényei határozták meg és az független ezen fajok kezdeti sűrűségétől. Egy második trofitási szint bekapcsolása az ekvilibrium fázis beállásának idejét meghosszabbította, de annak jellemzőit nem változtatta meg. A konvergencia természetben megnyilvánuló jele az, hogy egy adott tóban a szukcesszionális szekvencia lefutása évről évre igen hasonló. Geográfiai, hidrológiai, morfológiai és vízkémiai értelemben is hasonló típusú tavakban a szezonális szukcesszió során megjelenő fázisok, ill. az azok domináns szervezetei generikus szinten mindenképp, de sokszor faji szinten is igen hasonlóak (Reynolds 1980, 1997b, Sommer 1986). Másképpen: a fitoplankton társulás koordinált (v. ö. Juhász Nagy és Vida 1978).

7. A generációidőt alapul véve a planktonszukcesszió néhány hónapja füves társulás esetén évtizedeknek, erdőtársulásra vonatkoztatva pedig évszázadoknak felel meg. Az, hogy a planktonszukcesszió minden évben előlről kezdődik, külső kényszerfaktorok (évszakosság, hidrológia) eredménye. Ilymódon a "planktonév" a glaciális és interglaciális periódusok váltakozásával analóg (Padisák, 1994).

A szárazföldi társulások szukcessziójára kidolgozott, széles körben elterjedt elméletek a 20. század első évtizedeire vezethetők vissza (Clements, 1916; Gleason, 1917, 1927). Hasonlóan általános leírások a fitoplanktonra tetemesen késtek. Mire az első koherens planktonszukcessziós modell (PEG, Sommer et al, 1986) napvilágot látott, a klasszikus szukcessziós elméletek is lényeges változásokon mentek át (Pickett & McDonnell, 1989), melyek közül a jelen összehasonlítás szempontjából Drury & Nisbet (1973) munkája különös jelentőséggel bír: rámutattak, hogy a szukcesszió - csakúgy, mint minden, a szupraindividuális szinten lezajló biológiai folyamat - sztochasztikus jellegű, vagyis a fázisváltások valószínűségi függvényekkel írhatók le. Ez a megközelítés a fitoplankton ökológusok számára azért fontos, mert a társulásváltozásoknak éppen a sztochaszticitása a legszembetűnőbb; sokszor alig lehet a zajt és a trendet elkülöníteni.



A közelmúltban végzett vizsgálatok mutatták be (Czárán & Bartha, 1992), hogy a teresztris szukcesszió korai fázisaiban a direkcionalitás korántsem olyan nyilvánvaló, mint azt korábban gondoltuk.

A "*Mozaik-ciklus Elmélet*" (Remmert, 1991) szerint minden létező társulás a különböző fázisok mozaikja; az elmélet megkérdőjelezi a szukcesszió végső állapotának önfenntartó jellegét, azáltal a klimax állapot létét. A fitoplankton társulásokkal való összevetés szempontjából ez az elmélet - többoldalú támadottsága ellenére - azért fontos, mert hosszú időn át szinte dogmatikus tétel volt, hogy a fitoplankton társulásokban azért nem lehet szukcesszióról beszélni, mert igazi klimax soha nem alakul ki (permanens aklimax - Whittaker, 1974).

Hutchinson (1961) plankton paradoxonja sokkal általánosabb koncepció annál, mintsem, hogy csak a plankton társulásokra vonatkozzon (Grime, 1973). "Megoldására" számos elmélet létezik (Wilson, 1990), melyek durván két típusba: ekvilíbrio és non-ekvilíbrio elméletekre oszthatók. A non-ekvilíbrio elméletek feltételezik, hogy a kompetitív kizárás azért nem valósul meg, mert "nincs rá idő", mielőtt bekövetkezne, külső hatások a társulást folyvást visszavetítik egy korábbi fázisba. Az ekvilíbrio elméletek nem élnek ezzel a feltételezéssel. Részletes kifejtés található e témakörrel Gallé (jelen kötet) munkájában.

Wilson (1990) 12 ilyen magyarázatot vett számba és vizsgálta érvényességüket Új-Zéland szárazföldi növénytársulásainak példáján. Részletes analízisének eredménye szerint a Köztes Diszturbancia (IDH) hatás jelentősége az adott esetben igen korlátozott. A diverzitás fenntartásában a legnagyobb szerepe a graduális klímaváltozásoknak (GCC) van. Mindkét feltevés non-ekvilíbrio jellegű, és jó alapot szolgáltatnak arra, hogy konkrét elméletek, illetve azok értelmezése alapján hasonlítsuk össze a szárazföldi növényzetet és a fitoplanktonot. Ezelőtt azonban nem lehet megkerülni néhány általános kérdést, például azt, hogy egyáltalán mi a diszturbancia, honnan ered, miképp lehet felismerni és nem utolsósorban, hogy hogyan lehet mérni.

Eredeti cikkében Connell (1978) a diszturbanciát belső folyamatokból (pl. erdei nyiladékok keletkezése az öreg fák kidőlése miatt) eredezteti. Mindemellett nincs okunk annak feltételezésére, hogy a külső eredetű diszturbanciának ne lenne hatása, vagy hogy különböző hatása lenne a társulások diverzitására. Az eredet - külső vagy belső - kérdését másodlagosnak kell tekintenünk ahhoz képest, hogy zavarás, mint olyan megtörténik-e, vagy sem. Más úton, de ugyanerre a következtetésre jutott Steele & Henderson (1994).

A planktonológusok hajlamosak a stabil termális rétegzettség időszakát a tó "zavarásmentes" állapotának tekinteni. Meg kell azonban jegyezni, hogy pl. a folytonos cirkuláció is kevésbé diszturbált állapotnak fogható fel, amikor pl. egy hirtelen rétegződés jelenti a "megzavart" állapotot. ("Intermediate Quiescence" - Chorus & Schlag, 1993). Szárazföldi példával élve a rendszeres legelést vagy az állandó kerti fűnyírást zavarásmentes időszaknak lehet tekinteni, mikor is a tevékenység felhagyása a diszturbanciafaktor.

A zavarást vagy diszturbanciát igen sok szerző használja anélkül, hogy megpróbálná definiálni, a kivételek (pl. Grime, 1979; Pickett et al., 1989; Bartha et al., in press) szórványosak. Reynolds et al. (1993) a fitoplanktonra a következő munkadefiniíciót dolgozták ki: A zavarások elsősorban abiotikus, sztochasztikus események, melyek határozott és hirtelen

*társulásszerkezeti választ provokálnak és amelyek interferálnak az ökológiai egyensúly állapot felé tartó önszerveződés belülről irányított folyamatával.*

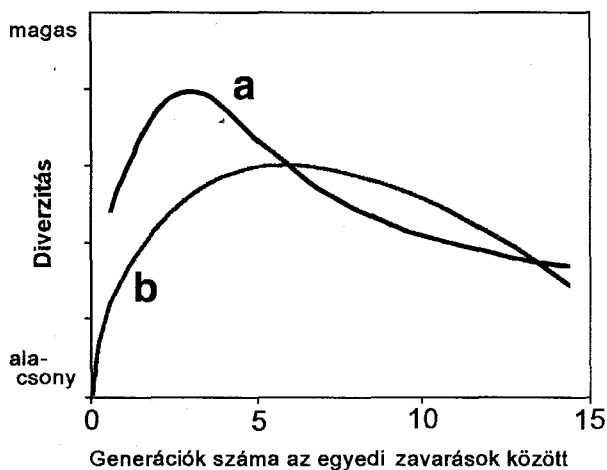
Igen nehéz azt eldönteni (pl. mert a vízkémiai adatok hiányoznak, nem megfelelő a mintavételi gyakoriság, stb.), hogy egy-egy adott fázis egyensúly állapotnak tekinthető-e vagy sem. Tapasztalati alapon a következő javaslatot tettük (Sommer et al., 1993, Appendix): Egyensúly állapot fennállása feltételezhető akkor, ha

- 1, 2 vagy 3 alfafaj (igen valószínűtlen ugyanis, hogy ennél több környezeti forrás - általában: P, N, Si, fény - limitálná egyidejűen az összprodukciót) együttesen az összbiomassza legalább 80 %-át adja és
- ez az állapot elég sokáig (több, mint 1-2 hétig) fennáll, továbbá
- ezen időszak alatt az összbiomassza nem nő számottevően (fitoplankton esetén minimális növekedés a hipolimnionból vagy az üledékből való lassú tápanyagbe-kerülés miatt még elfogadható).

Esettanulmányok bizonyítják (Romo & Miracle, 1995, Harding, 1996), hogy ez az empirikus meghatározás a gyakorlatban használható.

Nem lehet eléggé és elégszer hangsúlyozni: zavarás csak úgy önmagában nem létezik. Definálni sem lehet annak az entitásnak a bevonása nélkül, amire vonatkozik.

E cikk 1. ábráját az általánosíthatóság érdekében célszerű újrarajzolni, mégpedig oly módon, hogy az x tengelyen ne napok szerepeljenek, hanem az egyedi diszturbancia-események közötti fitoplankton generációk száma (2. ábra). Ezen interpretáció Connell (1978) eredeti ábrájával szoros rokonságot mutat és két vonatkozásban is annak továbbfejlesztéseként értékelhető. Elsősorban azért, mert az x tengely pontosan parametrálva van, másodsor pedig, mert megmutatja, hogy a diszturbancia-diverzitás görbe lefutása nem szim-



**2. ábra.** Az 1C ábra simított változata: diverzitás függése a zavarások közötti generációk számától (a). Az 1C ábrán az x tengelyen szereplő napokat egymást követő generációk formájában fejeztem ki. A tengelyek aránya megfelel Connell (1978) eredeti diverzitás-zavarás ábrája arányainak, melynek vonalvezetését a b görbe mutatja.

metrikus: a korai fázisokban a zavarás lényegesen nagyobb társulásválaszokat indukál, mint a későbbiekben. Bármennyire is meggyőző az IDH relevanciája fitoplankton társulásokban, nem lenne célravezető elhallgatni a koncepció gyengéit, melyeket szintén esettanulmányok sora hozott felszínre.

Néhány esetben egy-egy feltételezett zavarási esemény semmiféle hatással nem volt a társulás diverzitására. Pl. egy finn tóban a fitoplankton strukturális komplexitása folyamatosan nőtt késő nyárig a zavarási háttérmentázat jellegétől teljesen függetlenül (Eloranta, 1993). Feltehető, hogy az északon jellemző igen rövid vegetációs idő alatt a társulásfejlődés autogenitása oly határozott, hogy azt olyan események, melyek egyébként jellegüknél és/vagy erősségüknél fogva más helyütt diszturbanciának minősülnek, megzavarni nem tudják.

A planktonszukcesszió ciklikusan visszatérő jelentős eseményei (pl. a zooplankton leegésének hirtelen növekedése a tisztavizes fázis elején, őszi lehűlés, stb.) a társulásszerkezet és a diverzitás drámai változásaival járnak együtt. Emiatt a közepes erősségű zavarásokra ténylegesen érzékeny periódusok azok, melyekben a "gyenge kölcsönhatások", pl. a kompetíció játszanak fontos szerepet. Így szezonálisan az IDH jelentősége a tavaszi, ill. késő nyári ekvilibrium állapotok kialakulása során a legnagyobb. Nehéz, vagy lehetetlen az elméletet olyan tavakban alkalmazni, melyekben az átmosódási ráta magas (= a víz retenciós ideje kicsi), nagyon savasak, nagyon lúgosak, vagy bármely más okból "extrém"-nek minősültek.

A diszturbancia kvantifikálásával kapcsolatos nehézségek (lásd később) ellenére világos, hogy a zavarás eredményessége nemcsak a hatás erősségétől függ, hanem attól is, hogy az érintett társulás éppen milyen állapotban van. Általában elmondható, hogy a korai szukcessziós fázisok nagyobb és gyorsabb kompozíciós választ adnak. Úgy tűnik, a késői fázisok külső zavarásra lényegesen kevésbé érzékenyek.

Az IDH egy további ellentmondásos tulajdonsága az, hogy nemcsak fenntartja egy társulás magas diverzitását, hanem mint mechanizmus igényli annak *de facto* meglétét. Ha az ekvilibrium állapotra jellemző fajok (K-stratégisták) nincsenek jelen propagulum formában, akkor hiába adottak a körülmények egy olyan fázis kialakulására, melyben uralomra juthatnának, ez nem következik be, helyette alternatív korai kolonisták populációi váltják egymást nagy sebességgel, meglehetősen hektikus mintázatokat produkálva (Padisák, 1993).

Hiába demonstrálható látványosan a diverzitás és a diszturbancia közötti kapcsolat, látni kell, hogy azok nem közvetlenül, hanem a társulás komplex és hierarchikus struktúráján keresztül kapcsolódnak egymáshoz. E hierarchikus struktúra a hatást (zavarás) tompítja, de akár fel is erősítheti, szinte reménytelenné téve ezáltal a diszturbancia intenzitásának mérését. Ha a hatás erőssége helyett a társulásválaszon át próbáljuk magát a hatást mérni, akkor a mérhetőség problémáját ugyan megoldottuk, de helyette a körkörös érvelés csapdájába esünk (Sommer, 1993). Legfőképp emiatt jutott Juhász-Nagy arra a következtetésre, hogy az IDH még mindig túl gyenge akár arra, hogy bizonyítsuk, akár arra, hogy cáfoljuk (Juhász-Nagy, 1993).

Az IDH relevanciáját vizsgálva Wilson (1990) számos, más szerző által leírt diverzitás-diszturbancia esetet vizsgált, s arra a következtetésre jutott, hogy ezek (a gondolatot idézem) "túl nagy" teret fednek le és/vagy "túl hosszú" időskálán játszódnak le. Véleménye szerint az IDH-nak csak a magashegyi zónában a hóolvadás, ill. a talaj felengedése során jelentkező

törések vegetációja vonatkozásában, ill. az öreg fák kidőlése nyomán keletkező nyiladékok újratelepülésével kapcsolatban van jelentősége. Új-Zéland egyéb növénytársulásai szempontjából a graduális klímaváltozások szerepe a legnagyobb a magas diverzitás fenntartásában.

A fitoplanktonnal kapcsolatban tapasztaltak ismeretében nehéz Wilson (1990) magyarázatait elfogadni. Felületes értékelése két forrásból fakad: egyrészt a skálázás hiányából, másrészt Connell (1978) eredeti koncepciójának félreértéséből.

Wilson (1990) rendkívül sok figyelmet fordít a "megfelelő" térbeli skála megtalálására, majd ezt 1000 m<sup>2</sup>-ben állapítja meg, s ezt az értéket fixálja, mint amelyen belül az alfa diverzitás értelmezhető. E fixálás közvetlen eredménye, hogy kizárja a legtöbb esetet (lásd az idézett cikk 1. táblázatát), melyek az IDH-t alátámasztának, mondván, hogy azok vagy túl kicsik, de inkább túl nagyok ahhoz, hogy az alfa diverzitást értelmezni lehessen. Önként adódik a kérdés: vajon helyes-e, megengedhető-e az 1000 m<sup>2</sup>-es fixálás? Vannak társulások, melyek ennél jóval nagyobbak, míg mások mindössze négyzetméterekre terjednek ki. Nem kell-e valahogy mégis a tényleges terjedelemmel számolni? Valószínűleg Wilsonban is felmerült ez a kétely, mert különben nem írna arról, hogy pontosabban kell dokumentálni mind a diszturbancia, mind a vegetációs válasz térbeli koordinátáit.

Egy hasonló fixálásnak (Wilson [1994] szerint ez az élőlények méretével arányosan 10 x 10 cm<sup>2</sup>) fitoplankton esetében semmi értelme, mert nincs az a transzformáció, mellyel egy kétdimenziós szilárd/légnemű határfelületet háromdimenziós folyékony közeggé lehetne alakítani, melyben ráadásul a szóbanforgó élőlények passzívan sodródnak. (A fitoplankton vertikális rétegzettsége a szárazföldi társulások színtezettségével analóg, pl. mert szigorúan vertikális gradiensekhez kötött).

Míg Wilson igen akkurátus a térbeli skála definiálását illetően, az időskála tekintetében nyoma sincs hasonló erőfeszítésnek. A fitoplankton vizsgálatokból egyértelműen következik, hogy annak megítéléséhez, hogy a zavarási frekvencia "hosszú", "rövid" vagy éppen "közepes", tudnunk kell, hogy kb. mennyi a generációideje azoknak a populációknak, melyekre a zavarás hat. A generációidő kulcsfaktor, ha tetszik "az egység" a diverzitás-diszturbancia viszony tekintetében. Ha nem tudjuk, semmi esély arra, hogy egy frekvenciát minősítsünk. Bizonyos, hogy szárazföldi növénytársulások esetén - már csak a nyilvánvaló komplexitás miatt is - megoldhatatlannak tűnő "mérési problémák" sora jelentkezik. Az azonban bizonyos, hogy a különféle társulások (gyepek, erdők és ezek típusai, stb.) megújulási ideje is különböző, emiatt a "köztes" zavarásfrekvencia is más és más. Ami az egyiknek hosszú, a másiknak köztes vagy épp túl gyakori. Emiatt eleve elhibázott egy akkora egység, mint Új-Zéland növénytársulásait egységként kezelni és megkísérelni egyetlen mechanizmus kiválasztását belső folyamataik magyarázatára. Hasonló problémával állunk szembe, amikor primer és szekunder szukcessziós sorozatokat hasonlítunk össze (Major, 1974) s kimutatható (Fekete 1992), hogy a gyökerek ismét csak a Clements-i és a Gleason-i alapfelfogás különbözőségére vezethetők vissza.

A jelenséggel találkozott Ács és Kiss (1993), amikor perifiton társulásokra próbálta az IDH-t alkalmazni. A perifitikus algák rögzültek, nagyobbak, emiatt hosszabb a

generációidejük. "Köztes" frekvenciájúnak is kb. kétszer akkora időnként jelentkező zavarás bizonyult, mint planktontársulásoknál.

Itt kell említeni, hogy Whittaker (1974) kiindulópontja helyes volt, amikor aszerint próbálta osztályozni a különféle formációkat, hogy miképp viszonylik életciklusuk hossza a környezeti fluktuációhoz. Ennek nyomán jutott arra a (helytelen) következtetésre, hogy a klimax állapot a planktonnál sose jöhet létre (permanens aklimax), mert életciklusuk a környezeti fluktuációhoz képest igen rövid. Amit Whittaker figyelmen kívül hagy az az, hogy a "környezeti fluktuáció" nem szükségképp azonos az évszakok periodicitásával. A rövid generációidő miatt a planktontársulások érzékenyek az időjárás változásaira. A partmenti vegetáció számára jelentéktelen időjárásváltozás a fitoplanktonnak klímaváltozással ér fel (Sommer et al., 1993)!

Wilson (1990) szerint a Plankton Paradoxon megoldása az új-zélandi növénytársulásokat illetően leginkább a folyamatos klímaváltozásokban található meg.

A nagyobb klimatikus ciklusok periodicitását általában évszázadokban szokás mérni. Ha az erdők esetén a planktonikus generációidő analógiájára kb. 100-300 éves megújulási időt feltételezünk, s ezzel egy feltételezett 1000 éves klímaperiódust osztunk, akkor a kapott szám 3 és 10 generáció között van, vagyis éppen ott, ahol a diszturbancia-frekvencia köztesnek mondható! A rövidebb, mezoklimatikus ciklusok (pl. a szárazabb és nedvesebb periódusok változásai) években vagy évtizedekben mérhetők, ez valószínűleg az erdőknél rövidebb generációidejű gyepek szempontjából lehet "köztes" frekvencia.

Ha figyelembe vesszük a fentieket, valamint azt, hogy Connell (1978) hipotézisét ki kell egészíteni a GCC egy komponensével (jelen kell legyen egy alapvető propagulumkészlet), az IDH és GCC közti különbség szinte eltűnik.

Wilson IDH-t elvető konklúziójának fontos eleme, hogy Új-Zélandon azért nem jelentős - sőt jelentéktelenebb, mint bárhol másutt - a diszturbanciahatás, mert nagyon kevés a pionír növényfaj, és néhány klimax-faj pionírként is tud viselkedni. Ez éppen fordítva ugyan, de hasonló ahhoz a szennyvízoxidációs tavak fitoplanktonja kapcsán leírt példához, amikor nem az ekvilíbrioium feltételek, hanem az ezt kihasználni tudó fajok hiánya miatt maradt el a várt társulásválasz. E két, meglehetősen szimmetrikus állítás rámutat arra, hogy mind az IDH, mind a GCC igényli egy bizonyos fajkészlet legalább propagulum formájában való jelenlétét.

A fitoplankton ökológiai eredmények részben konkretizálták (az időskála mértékesítése), részben kiegészítették (florisztikai készlet szükségessége) Connell (1978) elméletét, azonban bizonyos vagyok abban, hogy nem olyan módon, ami az eredeti gondolatot lényegesen módosítaná. Ezek az eredmények leginkább úgy foghatók fel, mint apró lépések afelé, hogy a koncepciót általánosíthassuk és gyengéseit csökkentjük. Ez annál is fontosabb, minthogy a pillanatnyilag féloldatlannak látszó hiányosságok ellenére az IDH egyszerűen túl hasznos és túl sok mindent megmagyaráz ahhoz, hogy elvessük (Reynolds et al., 1993). Ezt közvetve igazolja az a vita, mely a New Zealand Journal of Ecology Forum rovatában éppen a fenti kérdésekről kezdődött és folyik jelenleg is. Wilson (1990) itt többször idézett, s a többoldalú kritika ellenére kiváló cikke nyomán fogalmaztam meg azt a koncepciót (Padisák 1994), melyet a fentiekben vázlatosan ismertettem. Wilson (1994) reflexiója szerint az IDH a földdinamikán alapul, s alkalmazhatóságának legfőbb kritériuma, hogy a diszturbanciahatás fol-

ton belül (within patch) vagy foltok között (between patch) érvényesül. Miután a diszturbancia (pl. heves eső) bizonyosan nagyobb területen érvényesül, mint pl. 10 x 10 cm (ekkorára becsli Wilson a fitoplankton foltosságot- lásd fentebb), az elmélet alkalmazása elhibázott. Reynolds (1995) a fitoplankton térbeli folyamataira koncentrálna bemutatva, hogy a folyékony közeg transzportja a kritikus foltméretet kilométeres nagyságrendűre növeli, emiatt a "within patch" feltétel is teljesül, függetlenül attól, hogy kell-e hozzá szigorúan ragaszkodni vagy sem. Collins & Glenn (in press) szerint a within-patch - between-patch elkülönítés nem abszolút kritérium és az IDH, ill. a GCC nem egymással versenyző modellek, hanem térben és időben hierarchikusan rendezettek, s hogy nem is annyira tesztelhető modellek, mint inkább azok koncepcionális keretei. Bartha és mtsai (in press) Lotka-Volterra modellel mutatták meg, hogy az IDH alkalmazhatóságához teresztrisz társulások esetén nem feltétlenül szükséges térkoordináta bevezetése. Emellett mindegyik, e vita során megjelent cikk számos egyéb, a vegetációfejlődés-diszturbancia viszony tisztázásához lényeges részletet érint, melyek ismeretése meghaladja e munka kereteit, de amelyek mindegyike alapvetően hozzájárul vegetációdinamikai tudásunk szélesedéséhez.

### Tudománytörténeti háttér

Tudománytörténeti szempontból a limnológia és az ökológia gyökerei máshonnan erednek, s az eredet kb. a századfordulóra vezethető vissza (Ringelberg, 1993). A limnológia egyik alapító atyja, Thienemann (1956) szerint a limnológia "édessvíztudomány" (Binnengewässerkunde) vagy "összehasonlító tó tudomány" (vergleichende Seenkunde), tárgyköre igen széles, kezdve a tavak és óceánok cirkulációját leíró hidrológiai egyenletektől a biológiai jelenségek leírásáig. Az ökológia figyelme a fajokra, a populációkra és társulásokra irányult, és irányul ma is. Emiatt az ökológia kezdeteitől a biológiai tudomány, mint egységes egész integráns része, az a limnológiának csak részterületeire igaz.

A limnológia mindig is "ökoszisztéma" központú volt. Még ha gyűjtünk is adatokat (biomassza, produkció, stb.) az egyedi populációkról, azokat szinte minden esetben megpróbáljuk szerintünk értelmes funkcionális csoportokba szedni (zöldalgák, kovaalgák, stb.), hogy végülis a fajok teljesen "eltűnjenek", s az anyag és energia lehetőleg minél kevesebb kompartment között áramoljon. Ez a gyakorlat kétségkívül leegyszerűsíti, könnyen átláthatóvá teszi a helyzetet, a gyakorlatba könnyen átvihető eredményeket ad, de egyúttal súlyos információvesztéshez vezet. Ez nem is lenne baj, ha a csoportosítás mindig az információvesztés tudatában történne. A látszólagos sikerek (pl. az, hogy az összes biomassa és az összes rendelkezésre álló tápanyag közt jó eséllyel lehet szoros korrelációkat keresni, míg ha ezt egyedi populációk szintjén tesszük, az eredmény sokszor zavaros és értelmezhetetlen) - sajnos - időnként arra a következtetésre vezetnek, hogy a fajokkal és populációkkal való pepecselés haszontalan időpocsékolás. A legriasztóbb példákat az egyik divatágban, az ún. biomanipulációs kutatásokban lehet fellelni, ahol gyakran előfordul, hogy látszólag azonos "kezelés" tökéletesen ellentétes kompartment szintű válaszokat indukál, s nemigen láttam még olyan munkát, ahol ezt ne tudták volna "tökéletesen", megmagyarázni. Valójában a társulásszintű vizsgálatok adják meg az igazi miértet: bármely kezelés kimenetele alapvetően függ annak a rendszernek az állapotától, társulásszintű szervezettségétől, melyet a kezelés (ez is felfogható diszturbanciának) ér. Érthetetlen, hogy a "top-down" és "bottom-up" magyarázatok dzsun-

gelében ez miért marad olyannyira észrevétlen. Ez az a pont, ahol a raj-, populáció- vagy társulásszintű vizsgálatok, ill. szemlélet hiánya az értelmezést gátolja. Az abiotikus faktorok (pl. összes foszfor, nitogén, fény, stb.) kétségkívül limitálnak, de nem regulálnak. Ahhoz, hogy bármely gyakorlati kérdésre adekvát választ kapjunk, nemcsak a limitációs háttér-mintázatot kell ismerni, hanem populációk közti kölcsönhatásokat, regulációs folyamatokat is. A Balaton eutrofizálódásának története itt is tanulságos. A növekvő alga biomasszáét pontosan, a Vollenweider modellnek megfelelően kapcsolatba lehetett hozni a növekvő foszforterheléssel. A rekonstrukcióval kapcsolatos P-terhelés csökkenés során e kapcsolat látszólag megbomlott (lényegesen kisebb volt a társulásválasz, mint várható) s csoporton belüli, ill. fajszintű bontásra volt szükség ahhoz, hogy a jelenségeket legalábbis részben értelmezni lehessen (Padisák és Istvánovics, in press).

Szemléleti szempontból a limnológia és az ökológia valószínűleg a hatvanas-hetvenes években álltak egymáshoz a legközelebb az IBP keretében végzett produkciós kutatások folytán. Ezután - bár az IBP kutatásokból számos kutatási irány nőtt ki - az ökológiai kutatások jórészt visszatértek "saját medrükbe", az "ecosystem approach" kezdett egyre jobban háttérbe szorulni. Nem lehet nem észrevenni azt, hogy a limnológia ezzel párhuzamosan kezd populáció- és társulásorientált szemléletet magáévá tenni, s ebben - saját fogalmi- és eszköztára alapvetően nem lévén - az általános ökológia terminusait kezdi használni. A két legújabb, véleményem szerint legjobb, de pillantnyilag csak német nyelven hozzáférhető tankönyv (Lampert & Sommer, 1993 *Limnoökologie* ill. Sommer, 1994 *Planktologie*) ugyanúgy, mint Reynolds (1997b, *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*) közelmúltban megjelent könyve már címében is hordozza a szemléletváltást.

**Köszönetnyilvánítás:** Köszönöm Bartha Sándornak és Scheuring Istvánnak a kézirat korábbi változatához fűzött értékes javaslatait, kiegészítéseit. E kutatásokat az Országos Tudományos Kutatási Alap (No. 3172) valamint a Miniszterelnöki Hivatal Balaton Programja támogatta.

## Irodalom

- Ács, É. & K. T. Kiss. 1993. Effects of water discharge on periphyton abundance and diversity in a large river (River Danube, Hungary). *Hydrobiologia* 249: 125-134.
- Armstrong, R. & R. McGehee 1976. Coexistence of competing species for shared resources. *Theor. Pop. Biol.* 9: 317-328.
- Barbiero, R. P., B. J. Speziale & S. L. Ashby 1996. Phytoplankton community succession in a lake subjected to artificial destratification. *Hydrobiologia* 331: 109-120.
- Bartha, S., Czárán, T. & Scheuring I. 1997. Spatiotemporal scales of non-equilibrium community dynamics: A methodological challenge. *New Zealand J. of Ecology* 21: 199-206.
- Branco, C. W. C. & P. A. C. Senna. 1991. The taxonomic elucidation of the Paranoá Lake (Brasília, Brazil) problem: *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 61: 85-91.
- Calijuri M. C. & A. C. A. Dos Santos 1996. Short-term changes in the Barra Bonita reservoir (Sao Paulo, Brazil): emphasis on the phytoplankton communities. *Hydrobiologia* 330: 163-175.
- Chorus, I. & G. Schlag. 1993. Importance of intermediate disturbances for the species composition and diversity of phytoplankton in two very different Berlin lakes. *Hydrobiologia* 249: 67-92.
- Clements, F. E. 1916. *Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation*. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 242: 1-517.
- Cohen, J. E. 1994. Marine and continental food webs: three paradoxes? *Phil. Trans R. Soc. Lond. B.* 343: 57-69.

- Collins, S. L. & S. M. Glenn, in press. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between patch dynamics. *New Zealand J. of Ecology*.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1304-1310.
- Czárán, T. & S. Bartha. 1992. Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 38-42.
- Descy, J. P. 1993. Ecology of the phytoplankton of the River Moselle: effects of disturbances on community structure and diversity. *Hydrobiologia* 249: 111-116.
- Drury, W. H & I. C. T. Nisbet 1973. Succession. *J. Arn. Arb.* 54: 331-368.
- Ebenhöh, W. 1988. Coexistence of an unlimited number of algal species in model systems. *Theor. Pop. Biol.* 34: 130-144.
- Eloranta, P. 1993. Diversity and succession of the phytoplankton in a small lake over a two-year period. *Hydrobiologia* 249: 25-32.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology* (New impression with additional notes 1935). New York, Macmillan.
- Fekete, G. 1985. A teresztis vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság. In: Fekete, G. (szerk.) *A cönológiai szukcesszió kérdései*. Biológiai Tanulmányok 12: Akadémiai Kiadó, Budapest, 31-63.
- Fekete, G. 1992. The holistic view of succession reconsidered. *Coenoses* 7: 21-29.
- Gaedeke, A. & U. Sommer. 1986. The influence of periodic disturbances on the maintainance of phytoplankton diversity. *Oecologia* 71: 98-102.
- Gallé, L. 1998. Ekvilibrium és non-ekvilibrium koegzisztencia életközösségekben. In: Fekete, G. (szerk.) *A közösségi ökológia frontvonalai*, Scientia Kiadó, Budapest, pp. 11-33.
- Gleason, H. 1917. The structure and development of plant association. *Bull. of the Torrey Bot. Club* 44: 463-481.
- Gleason, H., 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology* 8: 299-326.
- Granny, W. J. 1973. A theoretical approach to interspecific competition in the phytoplankton community. *Amer. Nat.* 107: 405-425.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley-Interscience, Chichester.
- Grover, J. P. 1988. Dynamics of competition in a variable environment. *Ecology* 69: 408-417.
- Grover, J. P. 1989. Effects of Si:P supply variability, and selective grazing in the plankton: An experiment with a natural algal and protistan assemblage. *Limnol. Oceanogr.* 34: 349-367.
- Grover, J. P. 1990. Resource competition in a variable environment: Phytoplankton growing according to Monod's model. *Amer. Nat.* 136: 772-789.
- Grover, J. P. 1991. Non steady-state dynamics of algal population growth: experiments with two chlorophytes. *J. Phycol.* 27: 70-79.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion theory. *Science* 131: 1292-1297.
- Harding, W. R. 1996. The phytoplankton ecology of a hypertrophic shallow lake, with particular reference to primary production, periodicity and diversity. PhD Thesis, Dept. of Zoology, University of Cape Town, South Africa.
- Holzmann, R. 1993. Seasonal fluctuations in diversity and compositional stability of phytoplankton communities in small lakes in upper Bavaria. *Hydrobiologia* 249: 101-110.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of plankton. *Amer. Nat.* 95: 137-147.
- Jacobsen, B. A. & P. Simonsen 1993. Disturbance events affecting phytoplankton biomass, composition and species diversity in a shallow, eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia* 249: 9-14.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, P. Kristiansen, M. Sondergaard, E. Mortensen, O. Sortkær & K. Orlík 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes. 2. Threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia* 200-201: 219-227.
- Jørgensen, S. E. 1994. *Fundamentals of ecological modeling* (2nd edition). Developments in environmental modeling 19. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo.
- Jørgensen, E. S. & J. Padisák 1996. Does the Intermediate Disturbance Hypothesis comply with thermodynamics? *Hydrobiologia* 323: 9-21.



- Juhász-Nagy, P. 1993. Notes on compositional diversity. *Hydrobiologia* 249: 173-182.
- Juhász-Nagy P. & Vida G. 1978. Szupraindividuális organizáció. In Csaba Gy. (szerk.) *A biológiai szabályozás*. Medicina, Budapest, 337-406.
- Kullberg, R. G. 1995. Decreased diversity caused by differential inhibition among artificial phytoplankton communities in an undisturbed environment. *Eur. J. of Phycology* 30: 267-272.
- Lampert, W. & U. Sommer 1993. *Limnökologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Levins, R., 1979. Coexistence in a variable environment. *Amer. Nat.* 114:765-783.
- Major, J. 1974. Differences in duration of successional seres. In: Knapp, R.(ed.) *Vegetation dynamics*. Junk, The Hague, 155-159
- Moss, B. 1990. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200-201: 367-377.
- Nauwerck, A. 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symbolae Botanicae Uppsaliensis* 17: 1-163.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Olrik, K. & Nauwerck, A. 1993. Stress and disturbance in the phytoplankton community of a shallow, hypertrophic lake. *Hydrobiologia* 249: 15-24.
- Padisák, J. 1985. A fitoplankton szukcessziója. In: Fekete, G. (szerk.) *A cönológiai szukcesszió kérdései*. Biológiai Tanulmányok 12.. Akadémiai Kiadó, Budapest, 83-119.
- Padisák, J. 1993. The influence of different timescale disturbances on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. *Hydrobiologia* 249: 135-156.
- Padisák, J. 1994. Identification of relevant time-scales in non-equilibrium community dynamics: conclusions from phytoplankton surveys. *New Zealand J. of Ecology* 18: 169-176.
- Padisák, J. & M. Dokulil 1994. Meroplankton dynamics in a saline, turbulent, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria and Hungary). *Hydrobiologia* 289: 23-42.
- Padisák, J. & L.G.-Tóth & M. Rajczy 1988. The role of storms in the summer succession of phytoplankton in a shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *J. of Plankton Res.* 10: 249-265.
- Padisák, J. & L.G.-Tóth & M. Rajczy 1990. Stir-up effect of wind on a more-or-less stratified shallow lake phytoplankton community, Lake Balaton, Hungary.- *Hydrobiologia* 191: 249-254.
- Padisák, J. & V. Istvánovics, in press. Differential response of blue-green algal groups to phosphorus load reduction in a large shallow lake: Balaton, Hungary. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26.
- Pickett, S. T. A., I. Kolasa, I. I. Armesto & S. L. Collins 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Pickett, S. T. A. & M. J. McDonnell 1989. Changing perspectives in community dynamics: theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 241-245.
- Quelimanos, C. P. 1997. Some physical and biological factors affecting a spring-summer phytoplankton dynamics in a shallow, temperate lake of the South Andes (Argentina). *Int. Rev. der. ges. Hydrobiol.* 82: 147-160.
- Rajczy, M. & J. Padisák. 1983. DIVDROP analysis - a new method for the interpretation of species importance in diversity changes. *Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung.* 75: 97-105.
- Remmert, H. 1991. The mosaic-cycle concept of ecosystems - an overview. In: H. Remmert (ed.) *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, 1-21,
- Reynolds, C. S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Holarctic Ecology* 3: 141-159.
- Reynolds, C. S. 1984. *The Ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Reynolds, C. S. 1995. The intermediate disturbance hypothesis and its applicability to planktonic communities: Comments on the views of Padisák and Wilson. *New Zealand J. of Ecology* 19: 219-225.
- Reynolds, C. S. 1997a. Successional development, energetics and diversity of planktonic communities. In Abe, T. (ed.) *Ecological Perspective of Biodiversity*. Center for Ecological Research, Kyoto.
- Reynolds, C. S. 1997b. *Vegetation processes in the pelagic*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Reynolds, C. S., J. Padisák & U. Sommer 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. *Hydrobiologia* 249: 183-188.

- Richerson, P., R. Armstrong & C. R. Goldman 1970. Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the "paradox of plankton". *Proc. Natl. Acad. Sci.* 67: 1710-1714.
- Ringelberg, J. 1993. The growing difference between limnology and ecology. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 24: 11-19.
- Robinson, J. D. & C. D. Sandgren 1983. The effect of temporal environmental heterogeneity on community structure: a replicated experimental study. *Oecologia* 57: 98-102.
- Romo, S. M. & R. Miracle 1995. Diversity of the phytoplankton assemblages of a polymictic, hypertrophic lake. *Arch. Hydrobiol.* 132: 363-384.
- Somlyódy, L., S. Herodek & F. Fischer 1983. *Eutrophication of shallow lakes: modeling and management*. IIASA, Laxenburg.
- Sommer, U. 1984. The paradox of plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity in flow-through cultures. *Limnology and Oceanography* 29: 633-636.
- Sommer, U. 1985. Comparisons between steady state and non-steady state competitions: experiments with natural phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 30: 335-346.
- Sommer, U. 1986. The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe. *Hydrobiologia* 138: 1-7.
- Sommer, U. 1991. Phytoplankton: directional succession and forced cycles. In Remmert, H. (ed.) *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, 132-146.
- Sommer, U. 1993. Disturbance-diversity relationships in two lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. *Hydrobiologia* 249: 59-66.
- Sommer, U. 1994. *Planktologie*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert & A. Duncan 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 433-471.
- Sommer, U., J. Padisák, C. S. Reynolds & P. Juhász-Nagy 1993. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. *Hydrobiologia* 249: 1-8.
- Steele, J. H. 1991. Can ecological theory cross the land-sea boundary? *J. Theor. Biol.* 153: 425-436.
- Steele, J. H. & E. W. Henderson 1994. Coupling between physical and biological scales. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 343: 5-9.
- Thienemann, A. F. 1956. *Leben und Umwelt*. Rowohlt, Hamburg.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Tilman, D., S. S. Kilham & D. Kilham 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 349.
- Trifonova, I. 1993. Seasonal succession of phytoplankton and its diversity in two highly eutrophic lakes with different conditions of stratification. *Hydrobiologia* 249: 93-100.
- Turpin, D. H. & P. J. Harrison 1980. Cell size manipulation in natural marine planktonic diatom communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1193-1195.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Ver. Limnol.* 9: 1-38.
- Vollenweider, R. A. 1968. Scientific fundamentals of eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as a factor in eutrophication. OECD Report, Paris.
- Vollenweider, R. A. & J. Kerekes 1982. The loading concept as a basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results on OECD programme on eutrophication. *Progress in Water Technology* 12: 5-38.
- Whittaker, R. H. 1974. Climax concepts and recognition. In Knapp, R. (ed.) *Vegetation Dynamics*. Handbook of Vegetation Science 8., Junk, The Hague, 138-154.
- Wilson, J. B. 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'paradox of the plankton': evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand J. of Ecology* 13: 17-42.
- Wilson, J. B. 1994. The 'Intermediate Disturbance Hypothesis' of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand J. of Ecology* 18: 176-181.